Dégénérescence expérimentale du télencéphale de la Grenouille,

Annexe : cas de dégénérescence secondaire dans le tectum opticum.

par Mme Louise Nouvel.

A. — État actuel de la question.

Les auteurs attachent généralement au composant olfactif du télencéphale des Batraciens, une importance considérable. Ils interprètent même le télencéphale dans son ensemble comme un centre essentiellement olfactif. Cependant une mise au point détaillée de la question, montre qu'il faut faire une distinction entre : 1° les centres purement olfactifs; 2° les centres correspondants à l'organe voméro-nasal; 3° les centres non directement soumis aux sensations olfactives.

1° *Centres olfactifs.* — Les fibres olfactives de la placode olfactive se rendent sous forme de *fila olfactiva* jusqu'au bulbe olfactif, placé à la partie antérieure et latérale du télencéphale. Ce bulbe reçoit en sa partie médiane, les fibres de l'épithélium olfactif et en sa partie latérale, le nerf voméro-nasal, venant de l'organe de Jacobson. De ce bulbe olfactif, centre primaire, partent des *tracti olfactorii* qui se rendent aux divers centres olfactifs secondaires. On distingue habituellement dans chacune des moitiés du télencéphale de la Grenouille, quatre aires fondamentales : médio-dorsale, médio-ventrale, latéro-dorsale et latéro-ventrale, séparées les unes des autres par des sillons creusés dans la paroi télencéphalique ou par des zones fibreuses très pauvres en cellules. Les limites les plus nettes sont celles qui séparent deux régions dorsales de deux régions ventrales. La région dorsale est considérée comme palléale, la région ventrale comme basale. Il nous suffira de dire que les fibres secondaires, se rendent principalement : 1° aux centres de la région médio-ventrale; 2° dans les centres situés dans toute l'étendue de la paroi latérale. La région latéro-dorsale et la région médio-dorsale reçoivent quelques fibres secondaires. Ces deux dernières régions pourraient jouer un rôle accessoire dans le sens de l'olfaction car elles reçoivent aussi des fibres olfactives tertiaires, issues des centres olfactifs secondaires. De ces centres olfactifs se-

condaires, des voies descendantes se rendent par l'intermédiaire de deux tractus nerveux (*fascicutus medianus tetencephati, fasciculus lateratis tetencephali*) à la région de l'hypothalamus et du thalamus ventralis et par des tractus dorsaux à la partie dorsale du mésencéphale, aux ganglions habenulaires. (Se rapporter aux fig. 1 et 2, ainsi que pour ce qui suit).

2° *Centres correspondants à l'organe voméro-nasal.* Dans un travail antérieur (1), nous avons signalé les idées de HERRICK sur les connexions nerveuses de l'organe de Jacobson ou organe voméro-nasal. Cet organe est innervé par le nerf voméro-nasal qui le relie au bulbe olfactif accessoire. De ce bulbe part un tractus de fibres

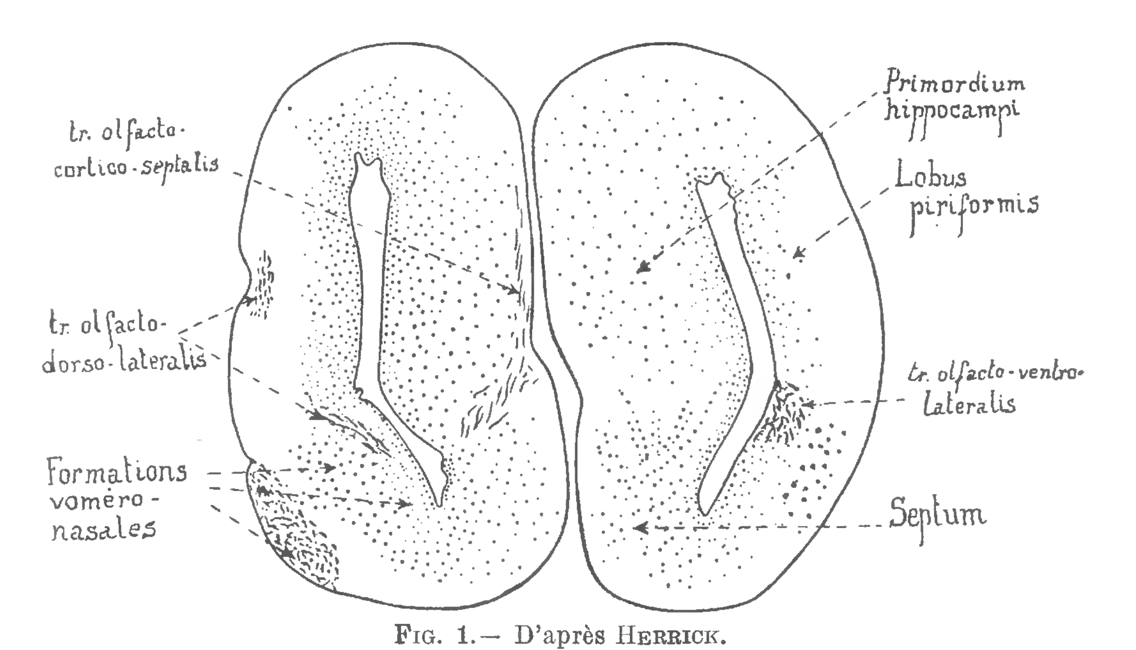


FIG. 1.— D'après HERRICK.

non myélinisées [*ventrolateral olfactory tract* (HERRICK)] aboutissant à une partie bien définie du corps strié : l'amygdale, comparable à une partie du noyau amygdalien des Mammifères. L'extrémité rostrale de l'amygdale est en relation avec le tractus olfactif ventro-latéral, dont la destination est inconnue, peut-être l'hypothalamus. Le reste de l'amygdale est relié par des connexions hypothalamiques habenulaires et commissurales par exemple, qui forment une voie ascendante connue sous le nom de *dorsat olfactory projection tract* (HERRICK).

3° *Centres non directement soumis aux sensations olfactives.* — La présence de fibres olfactives et de fibres issues de l'organe voméro-

(1) LOUISE VAN RYSSELBERGE. — *Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau*, Tome III, fasc. 2, 1931.

nasal, dans la région ventrale du télencéphale et dans la partie latérale, permet de se faire une idée sur la valeur physiologique de ces diverses régions. Nous ne savons rien de la valeur physiologique des régions non soumises à l'olfaction. Nous aurons recours à l'anatomie comparée, qui nous permet, dans une certaine mesure, d'établir une série d'homologies entre les régions du cerveau de la Grenouille et de celui des Mammifères. Chez la Grenouille, la

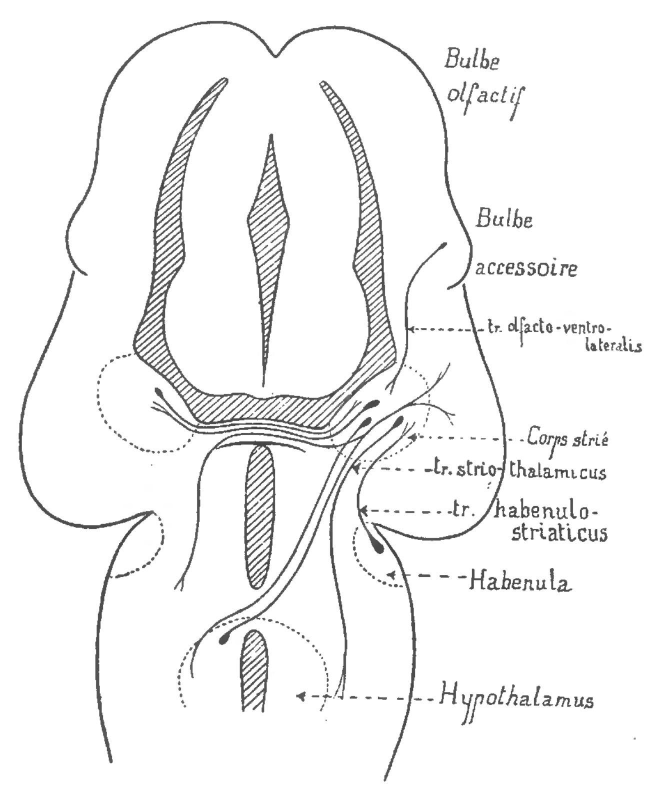


Fig. 2. — D'après Herrick.

région ventrale comprend : 1° le *septum*, qui correspond au *septum pellucidum* de l'anatomie humaine; 2° une région latérale dont les éléments contribueront en partie à la constitution du corps strié des Mammifères et en partie à celle du noyau amygdalien. Les homologies des diverses régions de la partie palléale sont beaucoup plus difficiles à établir. Chez les Mammifères, le *pallium* comprend un *néopallium* dorsal entouré d'un anneau constitué du côté externe par le *lobus piriformis* et du côté interne, par le *primordium hippocampi*.

Edinger [1] a distingué dans cette région : un *primordium hippocampi* médian et un *pallacopallium* latéral. Cet auteur qui a fait longtemps autorité, considérait le *primordium hippocampi* comme

[1] Fritz Edinger. — Aus dem Neurol. Inst. Frankfurt, juni 1913.

l'homologue de l'hippocampe des Mammifères, le *pallacopallium* devenant le *neopallium* et le *lobus piriformis* de ceux-ci. Cette interprétation du cerveau de la Grenouille a été conservée à quelques modifications près par ARIENS KAPPERS (1) pour qui, à partir des Reptiles s'ajoute désormais, au *primordium hippocampi* et au *pallacopallium* un *neopallium* qui s'insinue entre ces deux zones. Les études détaillées de HERRICK (2) sur le télencéphale de l'Amblystome, ont montré que le *neopallium* d'ARIENS KAPPERS existe déjà chez la Grenouille, sous forme d'une zone différenciée correspondant à la paroi médio-dorsale du télencéphale. Cet auteur considère encore le *pallacopallium* d'EDINGER comme l'homologue du *lobus piriformis* de l'écorce cérébrale des Mammifères.

Deux mémoires récents de KUHLENBECK (3) et KIESEWALTER (4)

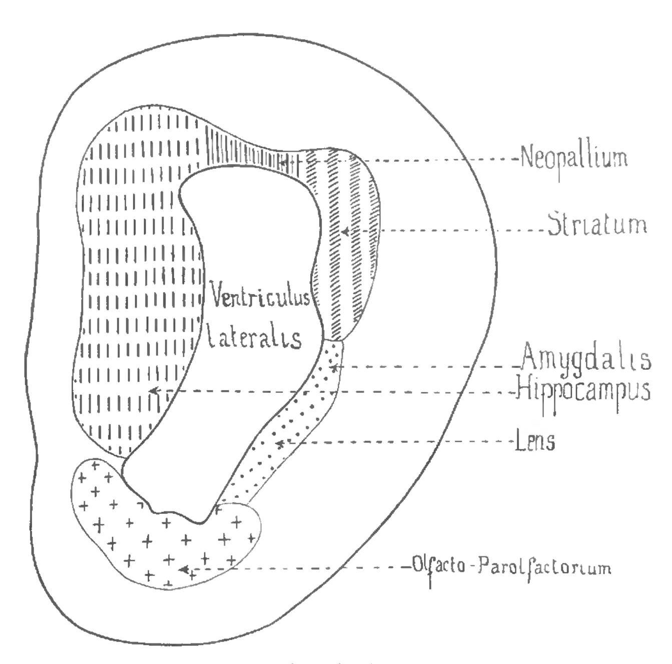


FIG. 3. — D'après KIESEWALTER.

donnent une mise au point de l'anatomie comparée du télencéphale des Batraciens. Nous insisterons sur les résultats de KIESEWALTER, dont l'exposé très clair et synthétique, définit l'état de la question. Il distingue à la partie ventrale du cerveau un noyau olfactif et un noyau parolfactif (fig. 3). Quant au noyau parolfactif, EDINGER et ses élèves ont trouvé un noyau exactement

(1) ARIENS KAPPERS, — 1921. « Die Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen ».

(2) JUDSON HERRICK. — *J. comp. neurol.*, vol. 37, 1924. *J. comp. neurol*, vol. 43, 1927.

(3) HARTWIG KUHLENBECK. — *Anat. Anz. Jena*, 54, 1921.

(4) KIESEWALTER (C.). — 1928. « Zur allgemeinen und speziellen Morphogenie des Hemisphärenhirns der Tetrapoden ».

correspondant dans toute la série animale à la face ventrale du télencéphale et en arrière du noyau olfactif.

Ce centre reçoit, venant de l'arrière, des voies ascendantes, issues du trijumeau. Il entre en relation avec des ganglions habenulaires du diencéphale, va rejoindre au niveau du noyau interpédonculaire par l'intermédiaire du *fasciculus retroflexus* les voies olfactives descendantes. L'aire ventro-latérale comprend pour KIESEWALTER différents noyaux : *Lens*, *Amygdala* et corps strié, qui sont pour cet auteur les homologues du noyau amygdalien et des différents éléments du corps strié des Mammifères.

B. — MÉTHODE ET TECHNIQUE.

Deux auteurs, SCHRADER et VIRWORN, ont fait des recherches expérimentales sur le télencéphale de la Grenouille. Le premier constata sur une Grenouille, rendue aveugle, que le télencéphale était un centre d'association d'impressions tactiles nées au niveau du museau. Le second démontra que le télencéphale était également un centre régulateur. Quoique ces auteurs se soient bornés à enlever toute la masse du télencéphale (ce qui ne leur a pas permis de localiser les fonctions des différentes régions du télencéphale) leurs résultats peuvent être envisagés et nous aideront à établir la topographie du télencéphale du point de vue physiologique, cette fois.

1° Comme nous l'avons vu ci-dessus, les connexions du noyau parolfactif (voies ascendantes du trijumeau et voies olfactives descendantes) indiquent que ce centre intervient dans des réflexes de capture de proies, dont l'origine est le bout du museau (fibres du trijumeau). Nous pouvons faire l'hypothèse que c'est au niveau du noyau parolfactif que se fait le réflexe de la capture des proies, dans le cas où ne parvient pas de perceptions visuelles (Grenouille aveugle ou dans l'obscurité).

2° Nous avons établi que le noyau amygdalien en relation avec l'organe de Jacobson associe les impressions olfactives nées au niveau de cet organe, avec les impressions gustatives venant de l'hypothalamus.

3° Si nous faisons l'hypothèse que les noyaux correspondant au corps strié ont déjà les fonctions de ceux du corps strié des Mammifères, nous localiserons dans le *pallacopallium* d'EDINGER et les noyaux ventro-latéraux, les fonctions de régulation reconnues par la physiologie expérimentale.

La seule région du cerveau de la Grenouille sur laquelle nous n'ayons aucune donnée physiologique positive est l'aire médio-dorsale de KIESEWALTER. Les centres situés dans cette aire n'ont pas de connexions directes avec les centres olfactifs primaires, ils

en ont par contre avec les centres olfactifs secondaires. On les a considérés comme des centres olfactifs tertiaires, ébauches des centres olfactifs tertiaires des Mammifères (hippocampe, fascia dentata). Les auteurs semble-t-il considèrent que ces centres servent à l'association d'impressions olfactives avec d'autres impressions dont la signification physiologique n'a pas été encore analysée. Ces impressions sont amenées par des voies ascendantes variées inconnues. Quelle est leur origine ? Quelle est leur signification physiologique ? Ce sont ces questions que nous avons essayé d'élucider.

Deux méthodes nous étaient offertes : 1° l'étude anatomique des connexions des voies ascendantes et descendantes du télencéphale; 2° l'étude expérimentale par la méthode de dégénérescence de ces mêmes voies.

La première méthode ne nous a donné que peu de résultats. Nous avons utilisé les techniques histologiques pratiquées par les neurologistes sur le cerveau des Mammifères et de l'Homme : CAJAL, BIELSCHOWSKY, NISSL, WEIGERT etc... Ces méthodes réussissent sur la moelle allongée et le mésencéphale des Batraciens, mais ne conviennent pas pour le télencéphale dont les fibres non myélinisées ne prennent pas les laques d'hématoxyline et ne s'imprègnent pas à l'argent. La seule technique qui convienne pour ce genre d'étude est celle de GOLGI qui a été utilisée avec beaucoup de succès par HERRICK (1), dans l'étude du cerveau de l'Axolotl. Nous ne pouvions faire usage de cette technique, elle est très incertaine et exige l'étude d'une quantité énorme de matériel. L'étude expérimentale par la méthode de dégénérescence de ces mêmes voies a été utilisée avec peu de succès par RÖTHIG (2), car il a étudié cette dégénérescence à l'aide de la coloration de MARCHI qui est une coloration essentiellement myélinique.

La méthode que nous avons utilisée repose sur une observation de MONAKOW. Il constata que le cerveau d'un homme dont le bras a été amputé dans l'enfance, présentait une atrophie nettement délimitée correspondant à l'origine des voies pyramidales. Il en conclut que la suppression du nerf entraîne une dégénérescence du centre primaire dont il part ainsi que des centres secondaires surimposés. S'il en est toujours ainsi, nous avons la possibilité d'analyser expérimentalement les corrélations existant entre les diverses régions du système nerveux. Dans le cas qui nous occupe, la méthode consiste à supprimer certains centres que l'on présume envoyer des voies ascendantes dans le télencéphale ou à interrompre les voies se rendant de ces centres au télencéphale.

(1) JUDSON HERRICK. — *J. comp. neurol.* vol. 43, 1927.
(2) RÖTHIG (P.). — *Zs. mikr. anat. Forsch.*, Leipzig, 5, 1926.

Puis l'on étudie les dégénérescences secondaires qui en résultent.

Deux objections pourraient être émises sur la valeur de ces phénomènes de dégénérescence : 1° la dégénérescence constatée soit dans le télencéphale soit dans le mésencéphale, serait due au traumatisme grave que nous faisons subir au cerveau de la Grenouille. Or, des opérations pratiquées en sectionnant en avant de l'hypothalamus, ventralement, n'ont donné lieu à aucune dégénérescence. Au contraire, des sections dorsales de la même importance, ont provoqué des dégénérescences très nettes; 2° la dégénérescence du télencéphale dans des régions spécialisées serait due à un arrêt dans la circulation au niveau de ces régions. Il suffit de vérifier au moment de l'autopsie, que la circulation continue dans les méninges au niveau des régions dégénérées. D'autre part, la zone fibreuse qui représente le dernier reste du *primordium hippocampi* dans le télencéphale dégénéré contient des vaisseaux sanguins parfaitement normaux (voir ci-dessous l'exposé des résultats).

Technique.

La Grenouille est anesthésiée à l'éther jusqu'à disparition presque complète des réflexes. Il est nécessaire d'opérer aseptiquement : la gaze, l'ouate sont stérilisés en boîte à l'autoclave à 120°, les instruments sont immergés pendant une heure à l'alcool 95°, etc.. Des sacs en toile stérilisés également, sont préparés pour isoler les Grenouilles opérées jusqu'à cicatrisation de leur blessure. Cette technique a été employée avec beaucoup de succès par K. Ponse [1]. La Grenouille étant attachée sur une table, la peau est sectionnée dorsalement et maintenue écartée avec des pinces. Une région très minime du crâne est découpée au niveau de jonction du télencéphale et du thalamus. Avec des ciseaux nous sectionnons d'un côté l'ensemble des voies allant du diencéphale au télencéphale. S'il y a hémorragie, il faut laver la plaie avec du liquide de Ringer. Cette précaution prise, on recoud la peau avec du fil de Catgut. La Grenouille est maintenue en vie pendant une période de deux à trois mois. Après ce laps de temps, le cerveau est extirpé délicatement. Il est préférable de le durcir préalablement au formol, dans sa boîte entr'ouverte. Il est fixé au formol neutre 15 0/0 pendant un minimum de dix jours et coloré sur coupes, à l'aide d'une technique topographique particulièrement commode. Elle consiste en une coloration à l'hématoxyline de Regaud suivie d'une coloration cellulaire au rouge neutre, mûri sous l'influence d'enzymes sécrétées par le Bactérium coli. Cette technique est celle décrite par Morgan [2]. Nous l'avons un peu modifiée, de façon à la rendre

(1) Kitty Ponse. — *Revue zoologique suisse*, 1922.
(2) Morgan (L.-O.). — *Anat. Record.*, vol. 32, 1926.

plus rapide : Après inclusion à la paraffine et sur coupe de 10 à 20 μ :

1° Mordançage à l'alun de fer 4 0/0, pendant 15 minutes, à 55°;

2° Coloration à l'hématoxyline de Regaud, 15 minutes;

3° Différenciation grossière dans une solution d'acide chlorhydrique à 1 0/0, de 1 à 10 secondes;

4° Lavages à l'eau distillée;

5° Différenciation à l'alun de fer 2 0/0, pendant quelques minutes;

6° Lavage à l'eau courante, quelques instants;

7° Différenciation dans une solution d'acide chlorhydrique à 1 0/0, jusqu'à décoloration du fond;

8° Lavage à l'eau courante, une heure environ;

9° Coloration au rouge neutre, mûri au moyen de Bactérium coli durant 15 minutes, à 55°;

10° Différenciation rapide à l'alcool 70°.

Montage au baume.

Résultats.

Les sections des voies ascendantes, pratiquées avec une asepsie rigoureuse, nous ont donné un bon pourcentage de survies, 75 0/0 environ. La technique des brûlures localisées que nous avons également pratiquée avec le micro-cautère ne nous a pas donné de résultat : les Grenouilles dont une grande partie du cerveau a été cautérisée, meurent en quelques jours, d'autres plus légèrement cautérisées, survivent de 1 à 2 mois, mais à la dissection, elles présentent très souvent un cerveau en voie de putréfaction.

Nous n'envisagerons donc ici, que les résultats donnés par la section unilatérale des voies ascendantes pratiquée entre le télencéphale et le diencéphale. Nous avons opéré indifféremment des Grenouilles vertes et rousses. Il semble que, chez les Grenouilles rousses, le processus de dégénérescence soit plus rapide.

Nous exposons dans cette note un cas d'atrophie télencéphalique très avancé, obtenu chez une Grenouille verte. Cette Grenouille a survécu trois mois à l'opération. La figure 4, A, montre la face dorsale des hémisphères cérébraux. La moitié gauche du télencéphale ou hémisphère gauche présente une dégénérescence macroscopique très nette, visible dès que le cerveau est mis à nu par la dissection. Sur coupes, on voit que les aires médio-dorsale et latéro-dorsale sont atrophiées. En effet, un examen microscopique montre que les diverses régions du télencéphale réagissent très différemment à la section de leurs voies ascendantes et descendantes. Deux régions disparaissent complètement : le *primordium hippocampi* et le *primordium pallii dorsalis*. La figure 4, B, dessin à la

chambre claire d'une coupe, donne une idée assez nette de cette dégénérescence.

De ces résultats, nous pouvons conclure que tous les centres que nous savons être en grande partie sous l'influence du système olfactif ne se réduisent pas. Les centres dont nous ne connaissons pas les connexions fibrillaires dégénèrent. Notre conclusion qui se trouve être en parfait accord avec l'anatomie est que ces centres, déjà chez la Grenouille, sont soumis à l'influence des voies ascen-

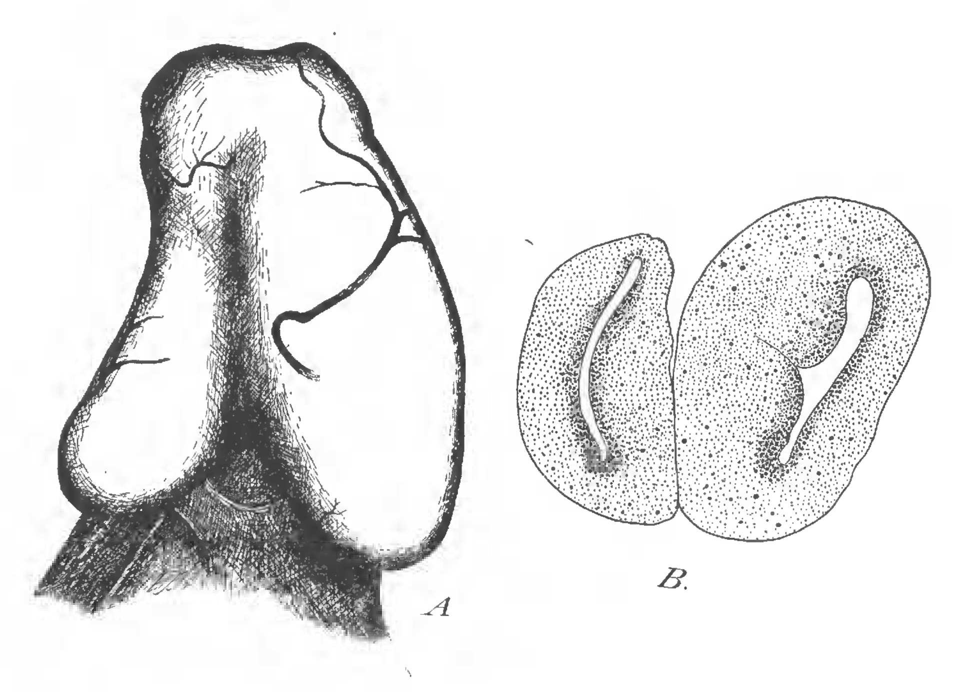


Fig. 4.

dantes et interviennent comme leurs homologues chez les animaux supérieurs, dans les associations les plus élevées de la vie somatique. Un fait peut appuyer notre opinion : l'étude de coupes transversales faites dans les hémisphères cérébraux d'une Grenouille normale, imprégnées à l'argent par la technique de Golgi, montrent que la région du télencéphale qui dégénère présente une structure histologique particulière qui la rapproche beaucoup de la structure corticale du télencéphale des animaux supérieurs.

Les cellules de cette zone, au lieu de rester accolées à l'épendyme comme celles du pallacopallium, se dispersent au sein d'un épaississement considérable de la paroi du télencéphale. Cet épaississement est dû à l'abondance à ce niveau de fibrilles nerveuses. Ces cellules n'ont pas une disposition quelconque, elles s'allongent toutes radiairement et montrent un début de stratification.

Conclusions : le télencéphale de la Grenouille comprend : 1° des

centres dorsaux soumis à l'influence des centres somatiques du diencéphale qui leur envoient des excitations, ce sont : le *primordium hippocampi* et le *primordium pallii dorsalis*; 2° des centres ventraux et latéraux soumis à l'influence de la placode olfactive et de l'organe de Jacobson et qui, à côté d'autres fonctions, jouent un rôle dans l'élaboration des réflexes à composant olfactif, ce sont : le septum, l'amygdale, le corps strié et le pallacopallium.

* * *

Annexe : Cas de dégénérescence secondaire dans le *tectum opticum*,

Nous avons appliqué la même méthode de dégénérescence expérimentale à d'autres parties du cerveau. Nous avons également obtenu des phénomènes de dégénérescence secondaire.

Un cas nous paraît particulièrement intéressant : il s'agit d'une

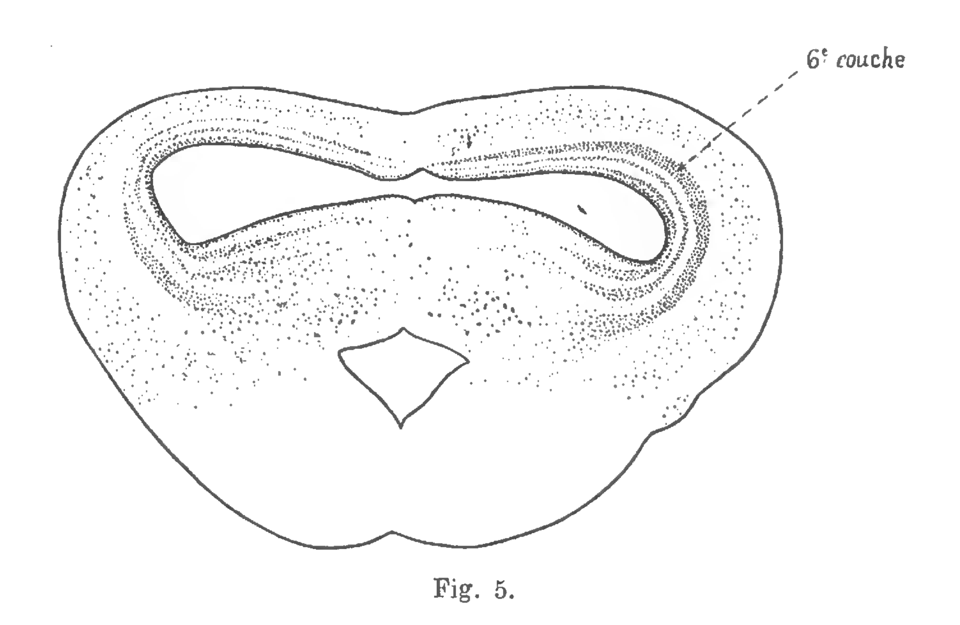


Fig. 5.

Grenouille, chez qui nous avons sectionné unilatéralement les voies optiques mésencéphaliques. Ici encore nous avons opéré comme il a été dit précédemment. La Grenouille a survécu deux mois et à l'analyse du cerveau, celui-ci présentait une dégénérescence presque totale de la région latérale du *tectum opticum*, au niveau de la sixième couche de grains. C'est ce que nous avons représenté d'après un dessin à la chambre claire, dans la figure 5.

Cette sixième couche de cellules a été considérée comme formant un centre d'association, 1° entre les impressions optiques et

2° entre ces dernières et d'autres impressions dont on ne connaît pas l'origine.

D'autre part, Dürken (1) a remarqué que l'extirpation de l'ébauche des pattes chez une jeune Grenouille empêche la formation d'une région importante du *tectum opticum*. Or les régions qui ont dégénéré, à la suite de la section que nous avons effectuée dans les voies optiques, ne sont pas les mêmes que celles qui ne se développent pas en l'absence de pattes.

Nos résultats ajoutés à ceux de Dürken autorisent à penser que le *tectum opticum* serait chez les Anoures le centre d'association d'impressions optiques et de mouvements des pattes postérieures intervenant dans la capture des proies.

(11) Dürken. — *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 1912.